AMAZONIANA	VII	4	355 – 374	Kiel, Januar 1983

Beobachtungen über eine reversible Lippenextension und ihre Rolle bei der Notatmung von *Brycon* spec. (Pisces, Characidae) und *Colossoma macropomum* (Pisces, Serrasalmidae)*

von

Erich Braum

Universität Hamburg, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft

Einleitung

Bekanntlich haben sich einige Osteichthyes, speziell in tropischen Gewässern, sehr geringen Sauerstoffverhältnissen anpassen können, indem sie zwei zusätzliche Sauerstoffquellen nutzen: die Luft und die Grenzschicht der Wasseroberfläche die durch den Kontakt und die Diffusion mit dem Luftsauerstoff, wenn auch nur mit wenigen Millimetern Tiefenausdehnung, gelösten Sauerstoff enthält (LEWIS 1970).

Während die direkte Veratmung von Luft an akzessorische Sonderbildungen gebunden ist, sind einige kleinere tropische Teleostier aufgrund ihrer dorsalen Abflachung und einem oberständigem Maul fähig, bei Hypoxie die Grenzschicht an der Wasseroberfläche zur Kiemenatmung auszunutzen (LEWIS 1970; KRAMER und McCLURE 1982).

Wie KRAMER und McCLURE (1982) zeigen, scheint es sich dabei um ein unter tropischen Fischen weitverbreitetes Notatmungssystem zu handeln. Dieses Verhalten ist dem in vielen tropischen Gewässern auftretenden O_2-Mangel angepaßt, insbesondere da in solchen Biotopen mehr kiemenatmende Arten vorkommen, als solche die fakultative oder obligatorische Luftatmer sind (CARTER und BEADLE 1931; KRAMER und GRAHAM 1976).

Es sind sowohl allgemein ökologische Aspekte, als auch solche der angewandten Ichthyologie die nähere Untersuchungen der Notatmungssysteme tropischer Fischarten interessant erscheinen lassen. Gerade der letzte Gesichtspunkt ist im Rahmen von Untersuchungen über die Eignung von Amazonasfischen für die tropische Aquakultur von Interesse. Im Rahmen eines bilateralen Abkommens zwischen der Bundeserpublik und Brasilien wurden attraktive Speisefische auf ihre Haltung und Fütterung in Teichen hin näher

* Herrn Prof. Dr. H.-J. Elster zur Vollendung seines 75. Lebensjahres gewidmet.

untersucht (SAINT-PAUL und WERDER 1978). Dabei erwiesen sich der Tambaqui (*Colossoma macropomum*) sowie der Matrincha (*Brycon* sp.), insbesondere wegen ihres guten Wachstums bei herbivorer bzw. omnivorer Ernährung und wegen ihres hohen Marktwertes als besonders interessant. Ökologische Untersuchungen (JUNK et al. 1983), respiratorische Messungen (SAINT-PAUL 1982) und experimentelle Untersuchungen bei Hypoxie (BRAUM und JUNK 1982) zeigten übereinstimmend, daß die genannten Arten überdies fähig sind in sehr sauerstoffarmen Gewässerabschnitten zu leben, eine Eigenschaft, die auch für die Aufzucht in tropischen Fischteichen mit nächtlichen Tiefstwerten des Sauerstoffgehaltes besonders wichtig ist.

Die hier vorgetragenen Beobachtungen wurden während eines zweimonatigen Aufenthaltes im Februar und April 1980 in Manaus auf Anregung von W. J. JUNK durchgeführt.

Bemerkungen über die Taxonomie und Autökologie der untersuchten Arten

Wie bereits einleitend bemerkt wurde, sind sowohl der Tambaqui wie der Matrincha wirtschaftlich bedeutende Speisefische für Zentralamazonien.

Analysen der Anlandungen auf dem Fischmarkt von Manaus zeigen, daß 1976 etwa 1076 t Matrincha (*Brycon* sp.) und 13 607 t, des besonders begehrten Tambaqui (*Colossoma macropomum*) angelandet wurden (PETRERE, Jr. 1978; SAINT-PAUL und BAILEY 1979).

Nach GERY (1977) wird die Characidengattung *Brycon* (Abb. 1A) mit weiteren Gattungen in der Unterfamilie Bryconinae zusammengefaßt, wobei etwa 50 Arten von *Brycon* unterschieden werden können. Im Amazonasgebiet ist *Brycon melanopterum* sehr wahrscheinlich die am häufigsten vorkommende Art, deren eingehende taxonomische Bearbeitung in Vorbereitung ist. *B.* cf. *melanopterum* erreicht eine Endlänge von etwa 50 cm. Mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit gehörten die in dieser Untersuchung verwendeten Exemplare dieser Art an.

Für die Hypoxie-Versuche standen junge Exemplare von 16 - 20 cm Länge zur Verfügung, das Schwimmverhalten in Teichen wurde an Tieren von 28 - 31 cm Länge untersucht. *Brycon* gilt als omnivor (KNÖPPEL 1970) und wächst in Teichen recht gut (SAINT-PAUL und WERDER 1978).

Wie viele andere Characidenarten wandert *Brycon* cf. *melanopterum*, wie GOULDING (1979) für den Rio Madeira zeigen konnte, zwischen dem Weißwasser des Hauptflußsystems, den meist Klar- oder Schwarzwasser führenden größeren oder kleineren Nebenflüssen und den Überschwemmungswäldern im Jahreszyklus hin und her. Nach dem biologischen Ziel kann man Laichwanderungen abgrenzen, die flußabwärts ins Weißwasser führen wo die aufkommende Brut höchstwahrscheinlich bessere Überlebenschancen als im Klarwasser haben dürfte. Das Nahrungsangebot ist hier höher und der Sichtschutz gegen Räuber besser. Dem Laichen folgen Nahrungswanderungen in die Überschwemmungswälder der Nebenflüsse und schließlich lassen sich Kompensationswanderungen besonderer Dichte sowohl von Rekruten wie von Adulten im Hauptstrom beobachten, die zu flußaufwärts gelegenen Gebieten führen.

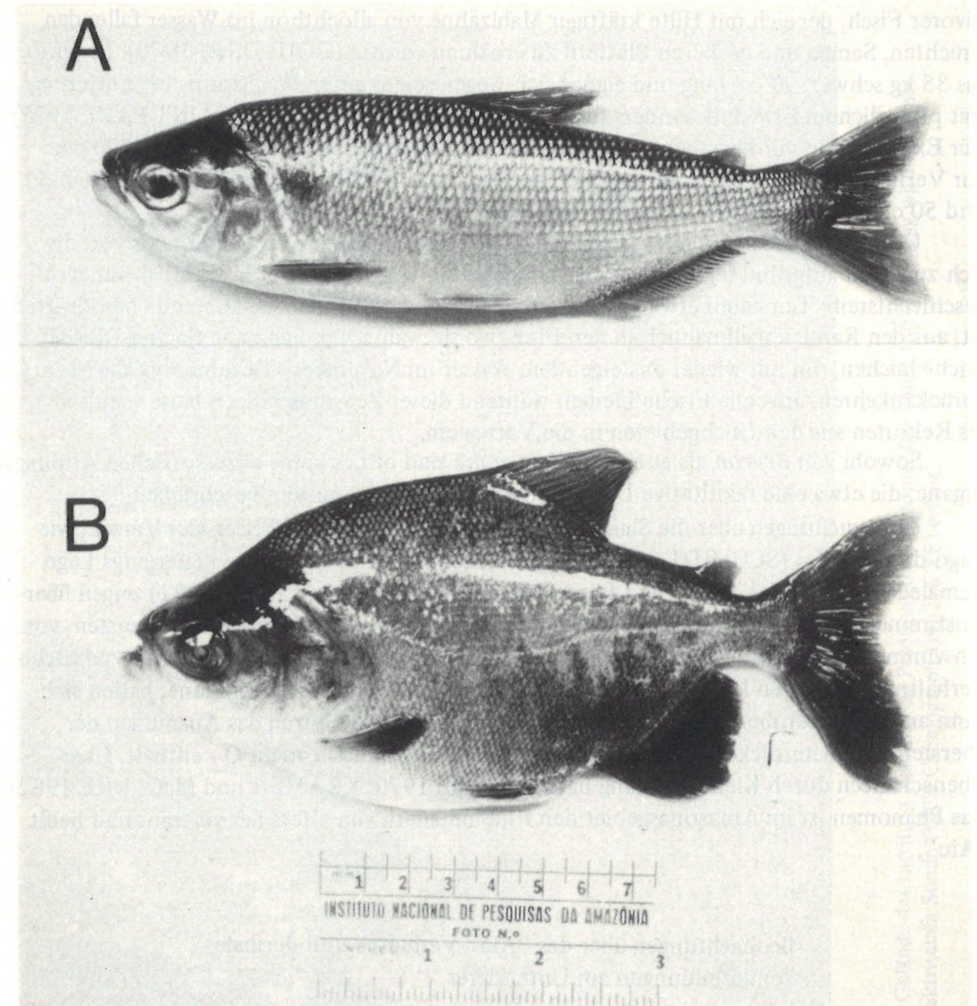


Abb. 1:
A: Junges Exemplar von *Brycon* cf. *melanopterum*, 18.5 cm Gesamtlänge
B: *Colossoma macropomum*, 17.5 cm Gesamtlänge

Die Gattung *Colossoma* bildet innerhalb der Familie Serrasalmidae zusammen mit sechs weiteren Gattungen die Unterfamilie *Myleinae*, deren Arten sich äußerlich durch ihre rhombenförmige Gestalt auszeichnen. Der Tambaqui *C. macropomum* (Abb. 1B) gilt als herbivorer Fisch, der sich mit Hilfe kräftiger Mahlzähne von allochthon ins Wasser fallenden Früchten, Samen und größeren Blättern zu ernähren vermag (GOULDING 1979). Er wird bis 35 kg schwer, 90 cm lang und eignet sich wegen seines guten Wachstums bei Fütterung mit pflanzlichem Eiweiß besonders für die Aquakultur (WERDER und SAINT-PAUL 1978). Für Experimente mit künstlicher Hypoxie standen junge Fische zwischen 18 und 20 cm zur Verfügung. Außerdem konnten im Lago Manaquiri Fische aus Netzfängen zwischen 30 und 50 cm Länge auf ihren körperlichen Zustand hin untersucht werden.

Über das Wanderverhalten liegen lediglich Erfahrungen der Fischereipraxis vor, die sich zum Teil aufgrund regionaler Verschiedenheiten widersprechen. Im Prinzip wandern geschlechtsreife Tambaqui etwa im August, nachdem der höchste Wasserstand überschritten ist, aus den Randseen allmählich in den Fluß, wo sie wahrscheinlich nahe flacher Uferbereiche laichen, um mit wieder ansteigendem Wasser im November - Dezember in die Seen zurückzukehren. Juvenile Fische bleiben während dieser Zeit in den Seen bzw. wandern als Rekruten aus den Laichgebieten in die Várzea ein.

Sowohl von *Brycon* als auch von *Colossoma* sind bisher keine akzessorischen Atmungsorgane, die etwa eine fakultative Luftatmung ermöglichen könnten, beschrieben.

Untersuchungen über die Sauerstoffverhältnisse verschiedener Seen der Várzea, wie Lago do Castanho (SCHMIDT 1973), Lago Calado (JUNK 1973), sowie neuerdings Lago Camaleão (JUNK et al. 1983) und Lago Manaquiri (BRAUM und JUNK 1982) zeigen übereinstimmend, daß sich die Lebensmöglichkeiten für Fische zeitweilig auf den obersten, von schwimmenden Wiesen freien Wasserkörper einengen, und daß auch hier häufig hypoxische Verhältnisse eintreten können. Fische ohne akzessorische Respirationsorgane, halten sich dann an der Wasseroberfläche umherschwimmend auf, wo sie durch das Ausnutzen der obersten millimeterdicken Grenzschicht, die durch Luftkontakt mehr O_2 enthält, Überlebenschancen durch Kiemenatmung haben (LEWIS 1970; KRAMER und McCLURE 1982). Das Phänomen ist im Amazonasgebiet den Flußindianern von alters her vertraut und heißt "Aiu".

Beobachtungen über das "Aiu"-Verhalten und dermale Sonderbildungen am Unterkiefer

Einen sehr markanten Tagesgang des Sauerstoffgehaltes wies ein kleiner Versuchsteich von 213 m^2 Fläche (Abb. 2) und einer Tiefe zwischen 1,2 und 1,5 m Tiefe auf. Er lag in einer feuchten Senke zwischen Mauritiapalmen ohne einen besonderen Zufluß, nur durch einsickerndes Grundwasser versorgt. Der Boden war stark verschlammt, die Seitenwände mit Holz befestigt.

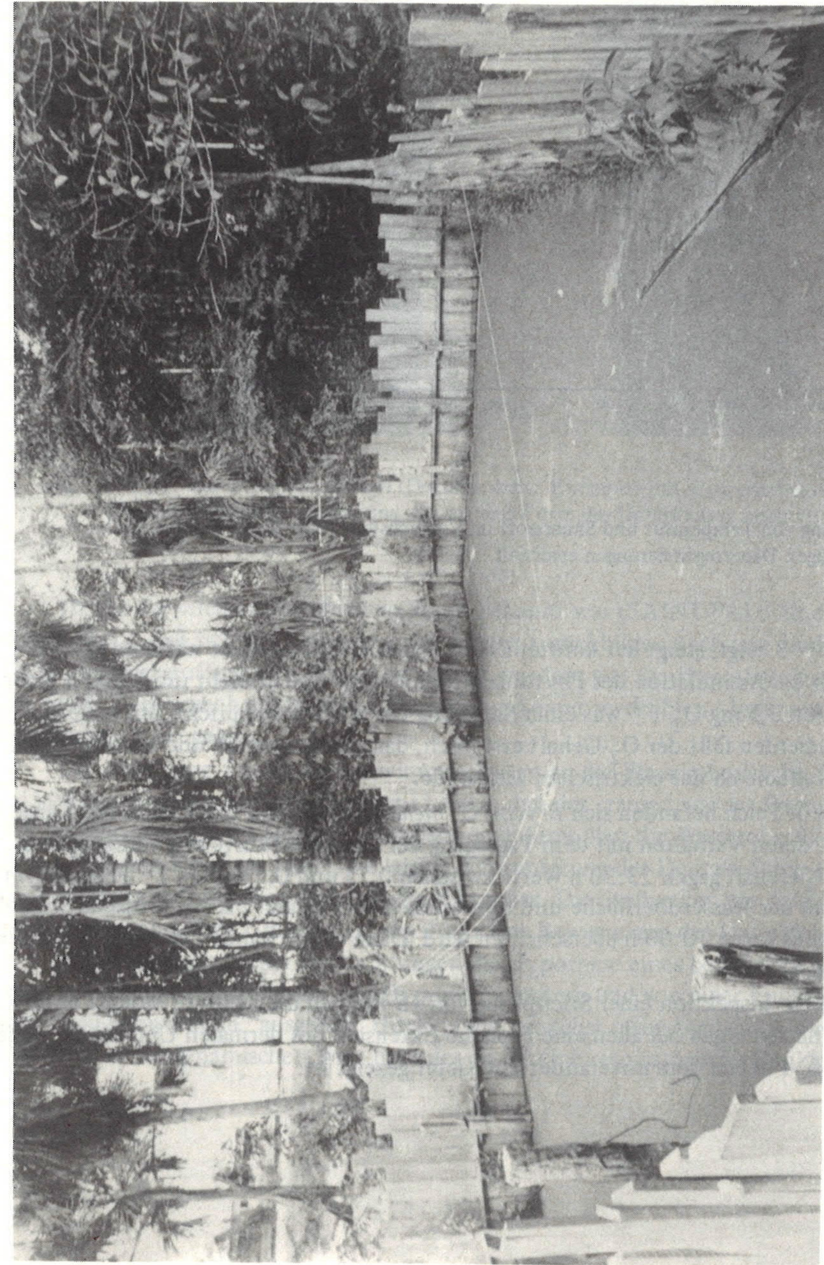


Abb. 2:
Versuchsteich auf dem Gelände des Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Der Sauerstoff-Tagesgang wird mit einer selbstregistrierenden elektrischen Sonde (WTW Chemograph Oxi 256 XE) erfaßt.

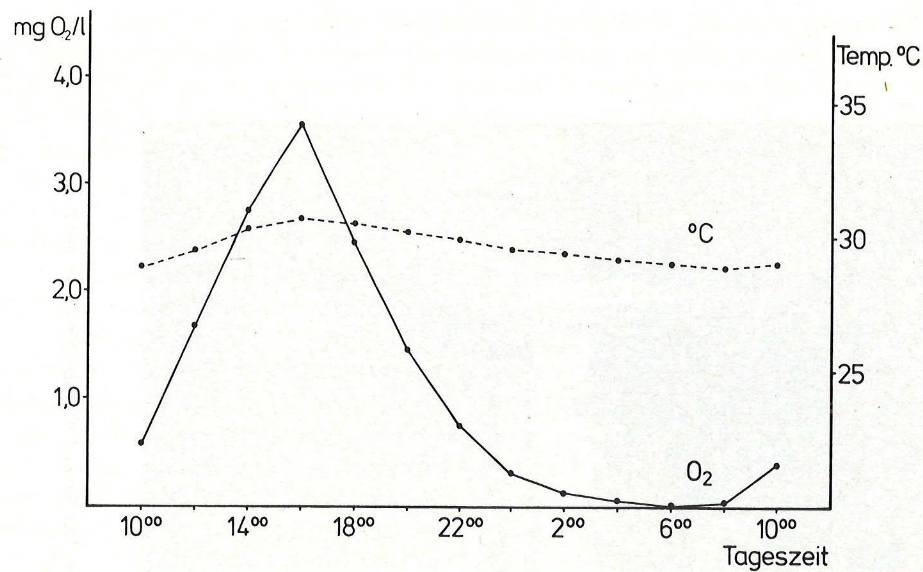


Abb. 3:
Tagesgang von Temperatur und Sauerstoff im Versuchsteich. Die Werte wurden aus zehntägigen Dauerregistrierungen ermittelt.

Wie Abb. 3 zeigt, steigt der kontinuierlich registrierte O_2-Gehalt während des Vormittags durch die Assimilation des Phytoplanktons steil an und erreicht um 16:00 h einen Höchstwert von 3,5 mg O_2 1^{-1} was einer Sättigung von 47,8 % entspricht. Mit nahezu gleichem Gradienten fällt der O_2-Gehalt erst rasch, dann langsamer ab und erreicht gegen 5:00 h den Nullbereich der elektrischen Meßsonde.

In diesem Teich befanden sich *Brycon* cf. *melanopterum* mit einer mittleren Länge von 23,5 cm, deren Verhalten mit dem Tagesgang der Sauerstoffkurve eng verknüpft war. Sobald der O_2-Gehalt gegen 23:30 h Werte zwischen 0,75 und 0,5 mg O_2 1^{-1} erreichte, erschienen sie an der Wasseroberfläche und schwammen dort umher bis der kritische Schwellenwert morgens gegen 10:00 h überschritten wird. Dann verschwanden sie wieder von der Wasseroberfläche.

Die äußere Inspektion einer Stichprobe von 15 Fischen die mehrere Monate in dem Teich gelebt hatten ergab bei allen eine typische Extension des dermalen Unterkieferrandes wie sie in Abb. 4 neben dem unverändertem Kiefer gezeigt ist.

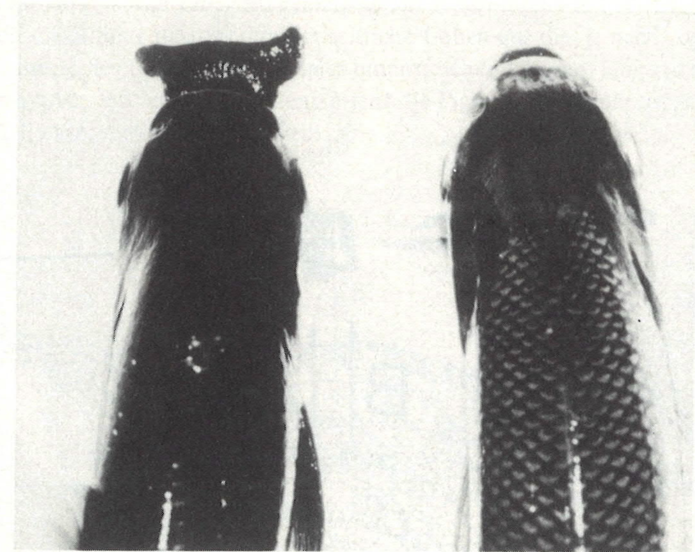


Abb. 4:
Brycon cf. *melanopterum* (Dorsalansicht). Exemplar mit stark entwickelter Lippenextension am Unterkiefer (links) und die normale Form des Unterkiefers (rechts).

Da aus der teichwirtschaftlichen Praxis bekannt war (SAINT-PAUL und WERDER, mündl. Mitt.), daß sich die Lippenvergrößerungen zurückbilden nachdem die Fische in Tanks mit sauerstoffreichem Wasser umgesetzt wurden, war die Hypothese naheliegend, von einem Zusammenhang zwischen Hypoxie und einer reversiblen Lippenextension des Unterkiefers auszugehen.

Die Abbildung 5 zeigt das Schwimmverhalten an der Wasseroberfläche. Hieraus, wie aus kinematographischen Analysen geht hervor, daß der craniad vor der Dorsalis gelegene Teil des Rückens und die Oberseite des Neurocraniums über die Wasseroberfläche hinausragen. Vor dem Kopf wird auch die labiale Verbreiterung des Dentale durch einen transversalen Wulst über der Wasseroberfläche erkennbar. Die Stoßwellen vor dem Kopf beruhen aus hydrodynamischen Gründen auf rhythmischen Bewegungen des Unterkiefers.

Man kann nach diesen Beobachtungen die Hypothese eines bestehenden Zusammenhanges zwischen Lippenbildung und Hypoxie erweitern und von einer Funktion der Lippe beim "Aiu-Schwimmen" ausgehen. Hierbei muß zunächst offen bleiben ob die Lippenfunktion allein hydrodynamischen Wert hat oder ob ihr eine respiratorische Funktion zukommt.

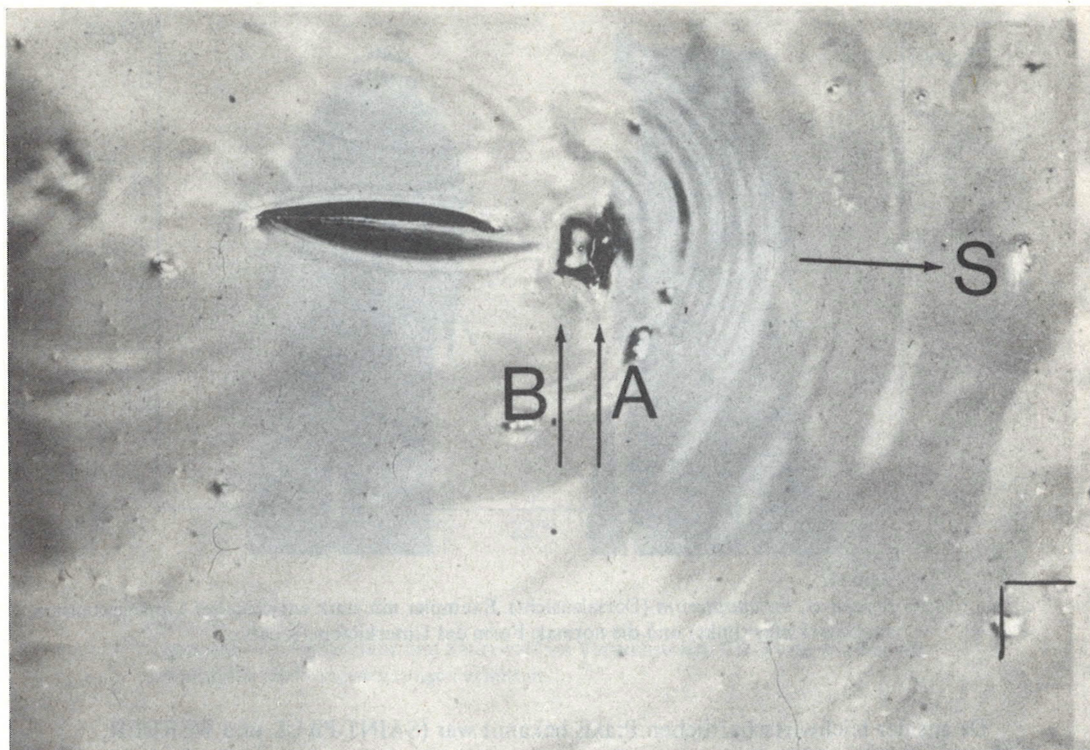


Abb. 5:
"Aiu"-Verhalten von *Brycon* bei Hypoxie im Versuchsteich. Der Pfeil zeigt die Schwimmrichtung S an. Kopf und cranialer Rumpfabschnitt ragen über die Wasseroberfläche. Zwischen dem vorragenden Dentale mit Lippe A und dem Prämaxillarbereich B ist der gerade geöffnete Mund erkennbar.

Bei Fangversuchen im Lago do Manaquiri wurden 61 Tambaqui (*Colossoma macropomum*) zwischen 20 und 44 cm Standardlänge auf das Vorhandensein und die Größe der Lippe hin untersucht. Mit einer Ausnahme hatten fast alle große bis sehr groß entwickelte Lippen am Unterkiefer (Tab. 1).

Tab. 1: Ausbildungsgrad von Lippen des Unterkiefers bei *Colossoma macropomum* aus dem Laco do Manaquiri (14.3.1980)
0 = keine Vergrößerung erkennbar, + = geringe Vergrößerung,
++ = deutliche bis große Lippe, +++ = sehr große Lippen ausgebildet.

Standartlängen (cm)	0	+	++	+++	N
20 - 24	-	-	-	3	3
25 - 29	-	-	7	11	18
30 - 34	-	-	7	7	14
35 - 39	1	2	7	11	21
40 - 44	-	-	3	2	5
Σ N	1	2	24	34	61
%	1,6	3,3	39,3	55,7	

Beim Tambaqui ist die Lippe im Prinzip gleich ausgebildet wie beim Matrincha. Sie verbreitert sich distal ihrer Basis und bildet seitliche Loben aus die, je nach Ausbildungsgrad, über die Breite des U-förmigen Dentales hinausreichen können. Sie sind bei *Colossoma* meist etwas spitz. Bei beiden Arten entspricht die Pigmentierung der umgebenden Haut: dorsal ist sie schwarz, ventral dagegen weiß.

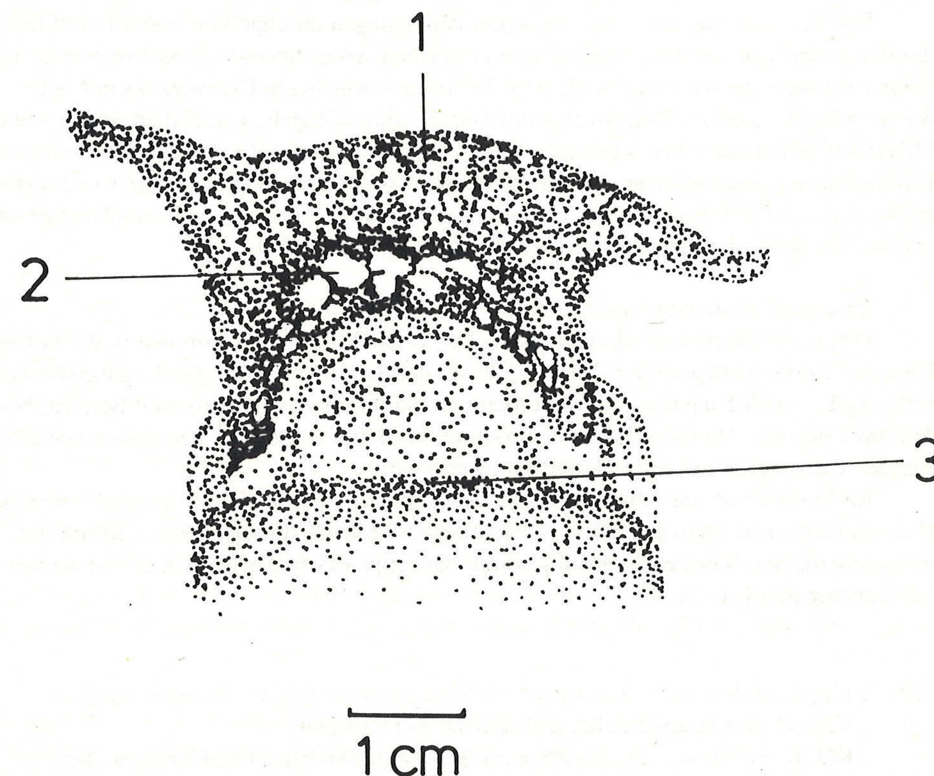


Abb. 6:
Colossoma macropomum mit stark entwickelter Lippe von oben gesehen. Der Kiefer ist weit geöffnet. 1 - Lippe mit lateralen Zipfeln. 2 - Dentale mit Zähnen 3 - dorsaler Rand der Prämaxillare.

Nach vorläufigen Beobachtungen kommen solche, vom exogenen O_2-Partialdruck abhängigen Lippen noch beim Pacu (*Colossoma bidens*) (BRAUM unveröffentlicht) und bei Jungfischen der Gattung *Triportheus* vor (BRAUM und JUNK 1982). Auch in diesen Fällen wurde die Lippe nur am Dentale, nie etwa am Prämaxillare beobachtet.

Genese und histologischer Aufbau der Lippe

Es war naheliegend den Zusammenhang zwischen Sauerstoffmilieu und Lippenvergrößerung durch den Versuch einer experimentellen Induktion zu klären, zumal bekannt war, daß sich die dermalen Extensionen im sauerstoffreichen Wasser im Verlaufe eines Tages zurückbildeten. Außerdem stellte sich natürlich die Frage nach dem histologischen Aufbau des Gewebes, das offensichtlich zu kurzfristigen Veränderungen fähig war.

Für die Versuche, die unter einfachen Bedingungen durchgeführt werden mußten, standen Jungfische von 16 - 20 cm Länge der beiden Arten *Brycon* cf. *melanopterum* und *Colossoma macropomum* zur Verfügung. Je 20 Tiere wurden in Eternittanks mit 1000 l Wasser gebracht und der Sauerstoffgehalt langsam durch Zugabe von Natriumsulfit wie es LEWIS (1970) in ähnlichen Versuchen angewendet hat, abgesenkt. Der O_2-Gehalt und die Temperatur wurden mit einer elektrischen Sonde (WTW OXI 57) überwacht. Die Lippengröße wurde durch Fotografie des Unterkiefers an jeweils 5 betäubten Exemplaren erfaßt und die Flächenänderungen später nach den Fotos planimetriert.

Brycon cf. *melanopterum*

Die Art ist besonders schwimmaktiv. Die Versuchsfische schwammen in der mittleren Tiefe des Tanks ständig umher. Nach 4,5 h war der Sauerstoffgehalt gleichmäßig von knapp 6 mg O_2 l^{-1} auf 0,5 mg O_2 l^{-1} abgesunken und damit unter den kritischen Bereich, bei dem im Teich das "Aiu"-Verhalten beobachtet worden war. Bei der Versuchstemperatur von 26 °C entsprach das einer O_2-Sättigung von 6 %.

Im Verlauf von fünf Minuten stiegen alle im Tank befindlichen Versuchsfische nach oben und schwammen in der schon beschriebenen Weise im ständigen Kontakt mit der Wasseroberfläche. Nahezu gleichzeitig waren die Lippenflächen erheblich größer als zu Versuchsbeginn (Tab. 2).

Tab. 2: Lippenflächen (mm^2) von *Brycon* cf. *melanopterum* (16 - 20 cm Länge).
Versuch mit künstlich abgesenktem Sauerstoffgehalt.
KO: Kontrolle vor Versuchsbeginn; Lippengrößen beim Erscheinen an der Wasseroberfläche (I) und nach 2 h Wiederbelüftung (II)

	KO	I	II
	29,6	37,9	50,5
	37,1	99,4	70,6
	32,8	46,7	59,5
	36,9	64,4	51,9
	37,9	63,9	77,0
$\bar{x}$	34,9	62,5	62,1

Sie müssen sich bereits vor dem einsetzendem "Aiu"-Verhalten vergrößert haben. Obwohl der zeitliche Verlauf der Extension in den Versuchen nicht genau verfolgt werden konnte, dürften sie schätzungsweise innerhalb von nur 2 - 3 Stunden, oder weniger eingetreten sein.

Stieg der O_2-Gehalt wieder an, so hörte das "Aiu"-Verhalten bei einem Grenzwert von 0,8 mg O_2 l^{-1} auf und die Fische schwammen wieder im tieferen Wasser. Wie Tab. 2 zeigt, war zwei Stunden nach dieser Verhaltensänderung noch keine Verkleinerung der Lippenflächen zu beobachten, obgleich der O_2-Gehalt auf 3,5 mg O_2 l^{-1} angestiegen war. Sehr wahrscheinlich braucht die Rückbildung mehr Zeit.

Die vorläufigen Ergebnisse zeigen aber, daß die dermale Extension am Unterkiefer kurzfristig bei Sauerstoffabnahme entsteht, so daß sie beim Einsetzen des "Aiu"-Verhaltens bereits präformiert ist.

Zu untersuchen ist noch der Schwellenwert bei dem eine meßbare Extension einsetzt. Vermutlich liegt er bei einem höheren Sauerstoffgehalt als dem für das "Aiu"-Verhalten beobachteten.

Colossoma macropomum

Abweichend von *Brycon* ist *Colossoma macropomum* weniger schwimmaktiv. Sein ruhiges Verhalten in kleineren Aufzuchtbecken und Teichen hat große Vorteile für eine erfolgreiche Aquakultur.

In den Versuchstanks hielten sich die Tiere während der Sauerstoffabnahme dicht nebeneinander stehend am Boden auf. Erst als nach 4,5 h allmählichen Absinkens ein Wert von 0,4 - 0,5 mg O_2 l^{-1} erreicht war, schwammen sie von ihrem Aufenthaltsplatz am Boden zur Wasseroberfläche. Hier schwammen sie mit langsamen Rumpfbewegungen an der Wasseroberfläche umher und führten verhältnismäßig schnelle Atembewegungen aus.

Abweichend zu *Brycon* hatten die fünf vermessenen Fische beim Beginn des Oberflächenschwimmens noch keine dermale Extension am Unterkiefer (Tab. 3). Bei anhaltender Hypoxie und permanentem "Aiu"-Verhalten wurden allmählich Lippen erkennbar.

Tab. 3: Lippenflächen von *Colossoma macropomum* (15 - 21 cm Länge).
Versuch mit künstlich abgesenktem Sauerstoffgehalt.
KO: Kontrolle vor dem Versuch; Lippengrößen beim Erscheinen an der Wasseroberfläche (I) und nach weiteren 4 h 45 min bei anhaltender Hypoxie (II).

	KO	I	II
	53,0	33,6	128,8
	57,2	30,4	117,0
	43,6	42,0	89,9
	55,6	56,0	154,1
	45,9	49,0	101,4
$\bar{x}$	51,1	42,2	118,2

Nach 4 h 45' hatten sich die Flächen etwa verdoppelt. Bei weiter anhaltender Hypoxie im Verlaufe eines Tages verdoppeln sie sich noch einmal. Dies zeigen die Ausgangswerte bei einem Rückbildungsversuch (Tab. 4/KO).

Tab. 4: Lippenflächen (mm^2) von *Colossoma macropomum* (15 - 21 cm Länge).
Versuch zur Lippenrückbildung bei wiederansteigendem Sauerstoffgehalt.
KO: Ausgangswerte bei Versuchsbeginn, 0,4 mg O_2 l^{-1}
I: Lippengrößen nach 30 ', 1,5 mg O_2 l^{-1}, II: nach 60', 2,2 mg O_2 l^{-1},
III: nach 90', 3,0 mg O_2 l^{-1}, IV: nach 120' ca. 4 - 5 mg O_2 l^{-1}

	KO	I (30')	II (60')	III (90')	IV (120')
	192,5	127,7	286,3	90,6	65,9
	259,0	205,3	115,5	104,8	48,7
	296,1	181,5	188,1	40,3	33,4
	226,3	136,6	119,3	38,1	117,0
	196,7	130,2	49,6	94,8	77,3
$\bar{x}$	234,1	156,3	151,8	73,7	68,5

Wieder ansteigender Sauerstoffgehalt führt zu einer sehr rasch verlaufenden Reduktion der Lippenflächen. Wie aus Tab. 4 hervorgeht ist die Extension bereits nach 2 h in den Bereich des Ausgangswertes bei Versuchsbeginn (Tab. 3) abgesunken.

Trotz der verbleibenden Notwendigkeit die Versuche zu vertiefen und zu präzisieren, kann schon jetzt ausgesagt werden:

1. Für die dermalen Hypertrophien des Unterkiefers wirkt Sauerstoffmangel auslösend.

2. Die beschriebenen Extensionen sind reversibel.

3. Sie bilden sich in wenigen Stunden aus. Bei *Brycon* vor Beginn, bei *Colossoma* erst während des "Aiu"-Verhaltens. Umgekehrt verläuft die Degeneration bei *Colossoma* schneller als bei *Brycon.*

Die kurzfristigen, relativ großen und reversiblen Veränderungen der Lippenflächen haben, wie Abb. 7 und 8 zeigen, ihren Ursprung in der mächtig entwickelten Hypodermis. Sowohl bei *Brycon*, wie bei *Colossoma* ist das Stratum spongiosum in der Hypodermis die strukturelle Basis für die akute Hypertrophie des Gewebes. Die Abb. 8B und D zeigen wie die Interzellularräume im Stratum spongiosum stark entwickelter Lippen deutlich vergrößert sind, ein offensichtlich ödematöser Vorgang der auf einem Austreten intravasaler Gewebsflüssigkeit beruhen dürfte. Eine Rückführung der Interzellularflüssigkeit, wie sie beispielsweise bei *Colossoma* recht schnell vonstatten gehen muß, dürfte über die im Stratum compactum liegenden Lymphgefäße erfolgen (Abb. 7), ein Vorgang der möglicherweise bei *Brycon* über eine Rückresorption in Kapillaren und Venolen verlaufen könnte, da hier keine vergleichbaren Lymphgefäße erkennbar sind. Dies könnte auch die sehr viel langsamer verlaufende Reduktion der Lippenflächen erklären.

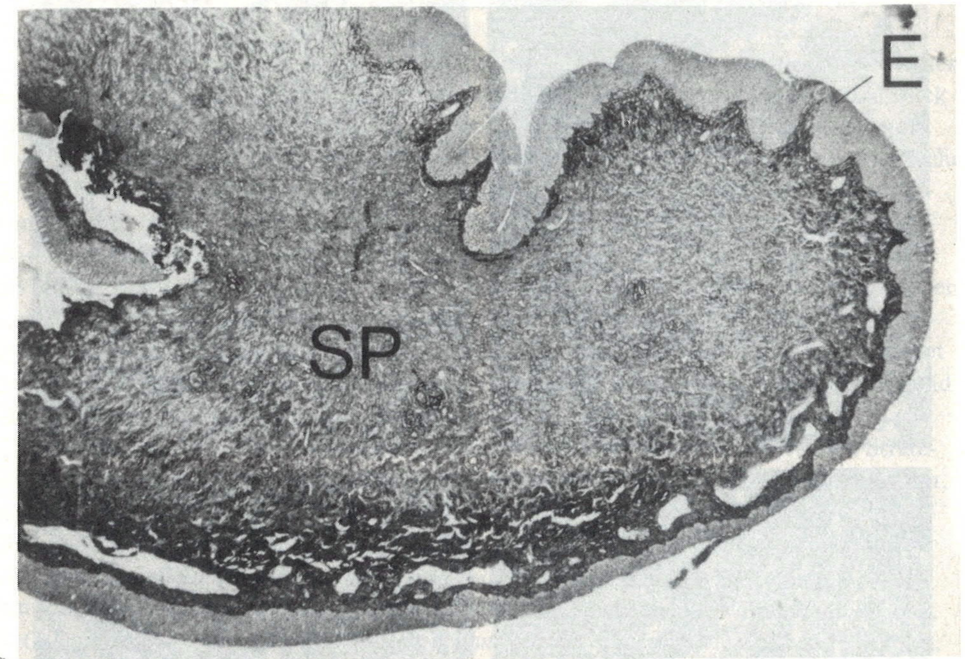


Abb. 7:
Colossoma macropomum, Medianschnitt durch den distalen Hautbereich des Unterkiefers im Normalzustand. Das zentral gelegene stratum spongiosum (SP) der Hypodermis bildet die Masse des Gewebes. Subepidermal liegt ein dunkler gefärbtes stratum compactum mit zahlreichen Lymphräumen. Die Epidermis (E) ist besonders dorsal (oben) stark gefaltet und von wechselnder Dicke.

Da sich an den histologischen Schnitten keine außergewöhnlichen Arteriolen- und Venolenanhäufungen erkennen lassen, muß man eine respiratorische Funktion ausschliessen, dies wäre auch bei der relativ zum Fisch geringen Fläche höchst unwahrscheinlich.

Das durch hypoxische Lebensbedingungen ausgelöste Auftreten der Lippen, und das Schwimmverhalten an der Wasseroberfläche machen ihre Rolle als hydrodynamisches Hilfsorgan am wahrscheinlichsten.

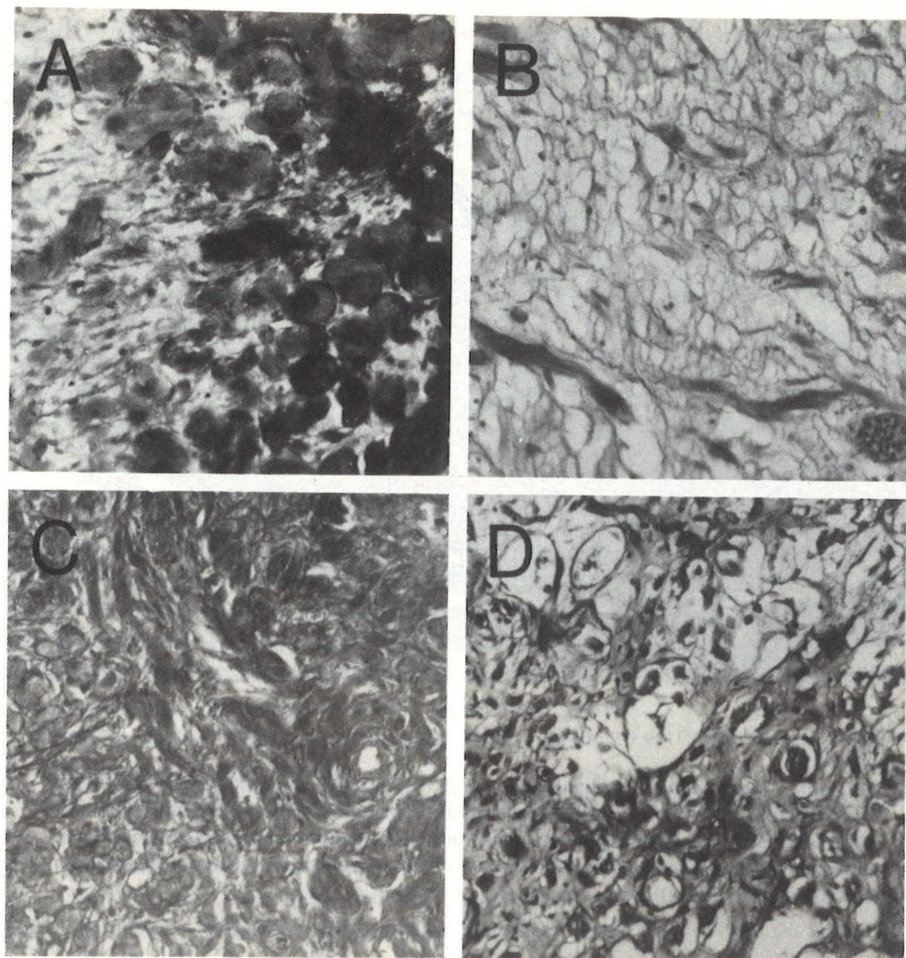


Abb. 8:
Stratum spongiosum der labialen Hypodermis von *Brycon* cf. *melanopterum* (oben) und *Colossoma macropomum* (unten). A: (*Brycon* cf. *melanopterum*, normales Gewebe). Zahlreiche dichte Anschnitte kollagener Faserbündel erscheinen hier als dunkle Flächen. Helle Bereiche lassen locker verlaufende Fasern mit weitgehend gleichgroßen Interstitialräumen erkennen. B: (*Brycon* cf. *melanopterum*, nach Hypoxie gebildete Lippe). Deutlich sind erweiterte Interstitialräume zu erkennen. Einzelne Lakunen erreichen eine beträchtliche Ausdehnung. Dunkel gefärbt sind einige kollagene Faserbündel.
C: (*Colossoma macropomum*, normales Gewebe). Zahlreiche in viele Richtungen laufende Faserkomplexe mit hellen Zwischenräumen sind zu erkennen. D: (*Colossoma macropomum*, nach Hypoxie gebildete Lippe). Unterschiedlich große, hell erscheinende Interstitialräume haben sich zwischen den dunkel gefärbten Faserbündeln gebildet und das Gewebe erweitert.

Diskussion

Die Untersuchungen haben einen bisher nicht beobachteten Zusammenhang zwischen der reversiblen Genese einer dermalen Extension am Unterkiefer und dem O_2-Partialdruck aufgezeigt. Nach den histologischen Ergebnissen und dem Verhalten während der Notatmung bei Hypoxie kann die Funktion dieser labialen Ausbildung nur eine hydrodynamische sein, die einen effektiven Eintrag der Oberflächengrenzschicht des Wassers zur Kiemenatmung bewirkt (Abb. 5). Dies erfordert unter den hypoxischen Gegebenheiten einen möglichst ökonomischen Lokomotionsaufwand. Theoretische Überlegungen sprechen dafür, daß ein Wulstbug-Effekt das Aufbrechen der Welle verhindert und damit den erforderlichen Kraftaufwand drosselt. Hinzu kommt höchstwahrscheinlich noch eine zusätzliche Stabilisierung der Schwimmstellung, da sich die Fische mit dem Kopf schräg nach oben gerichtet unter der Wasseroberfläche vorwärts bewegen (Abb. 9I - K). Schließlich machen Fotos und Filmaufnahmen eine Belüftung des ins Maul laufenden Wassers wahrscheinlich.

Die von kiemenatmenden Fischen tropischer Gewässer bisher beschriebenen Strategien, bei Hypoxie die Sauerstoff enthaltende dünne Oberflächengrenzschicht auszunutzen, stützen sich auf Beobachtungen an kleinen Arten bzw. Exemplaren (LEWIS 1970; KRAMER und McCLURE 1982). Funktionsmorphologische Anpassungen hierzu, sahen die Autoren vor allem in einem gradlinig verlaufenden Kopf-Rückenprofil kombiniert mit einem häufig stark aufwärts gerichtetem Maul oder einer speziellen Schwimmtechnik (Abb. 9). *Colossoma macropomum* und *Brycon melanopterum* stellen insofern etwas Neues dar, als die durch ödematöse Prozesse in wenigen Stunden eine dermale Hilfseinrichtung am Unterkiefer ausbilden können die, nach derzeitigen Kenntnissen, ausschließlich hydrodynamischen Wert hat. Sie unterscheiden sich auch von den durch LEWIS (1970) und KRAMER und McCLURE (1982) beschriebenen Arten dadurch, daß sie die Wasseroberfläche aufgrund ihrer Körpergeometrie durchbrechen (Abb. 5 u. 9).

Die schnelle Degeneration der Lippen läßt vermuten, daß sich ihre Vorteile auf das "Aiu"-Verhalten beschränken, und daß sie beim Schwimmen im tiefen Wasser oder bei der Nahrungsaufnahme nachteilig sind. Andererseits hatten in der Várzea gefangene Exemplare von *Colossoma macropomum* Lippen ausgebildet, obwohl die Sauerstoffwerte zur Fangzeit keine Notatmung erforderten. Demnach kann eine Degeneration der Lippe auch unterbleiben. Unter welchen milieubedingten Voraussetzungen dies geschieht, ist noch unbekannt. Da diese Fische erheblich größer waren als die im Experiment untersuchten, wäre auch an einen Einfluß der Körpergröße zu denken. Ökologische Untersuchungen über die Zusammenhänge der O_2-Verteilung in einem See des Überschwemmungsgebietes und dem Verteilungsspektrum der Fischarten sind noch im Gange (JUNK et al. 1983).

Diffusion und von den umherschwimmenden Fischen verursachte Wasserbewegung führten während der Tankexperimente zu etwa doppelt so hohen O_2-Gehalten an der Oberfläche als am Boden des 38 cm hohen Wasserkörpers. Mit einer Injektionsspritze 1 - 2 mm unter der Wasseroberfläche genommene Proben erbrachten im Blutgasmeßgerät (Fa. Radiometer, Kopenhagen) Werte zwischen 0,75 und 1,37 mg O_2 l^{-1} gegenüber Werten zwischen 0,2 und 0,7 mg O_2 l^{-1} in Bodennähe. Unter solchen Bedingungen konnten die Fische 4 - 5 h überleben ohne erkennbaren Schaden zu nehmen. Entscheidende Voraussetzung für das Funktionieren dieser Überlebensstrategie ist der ungehinderte Zugang zur Wasserober-

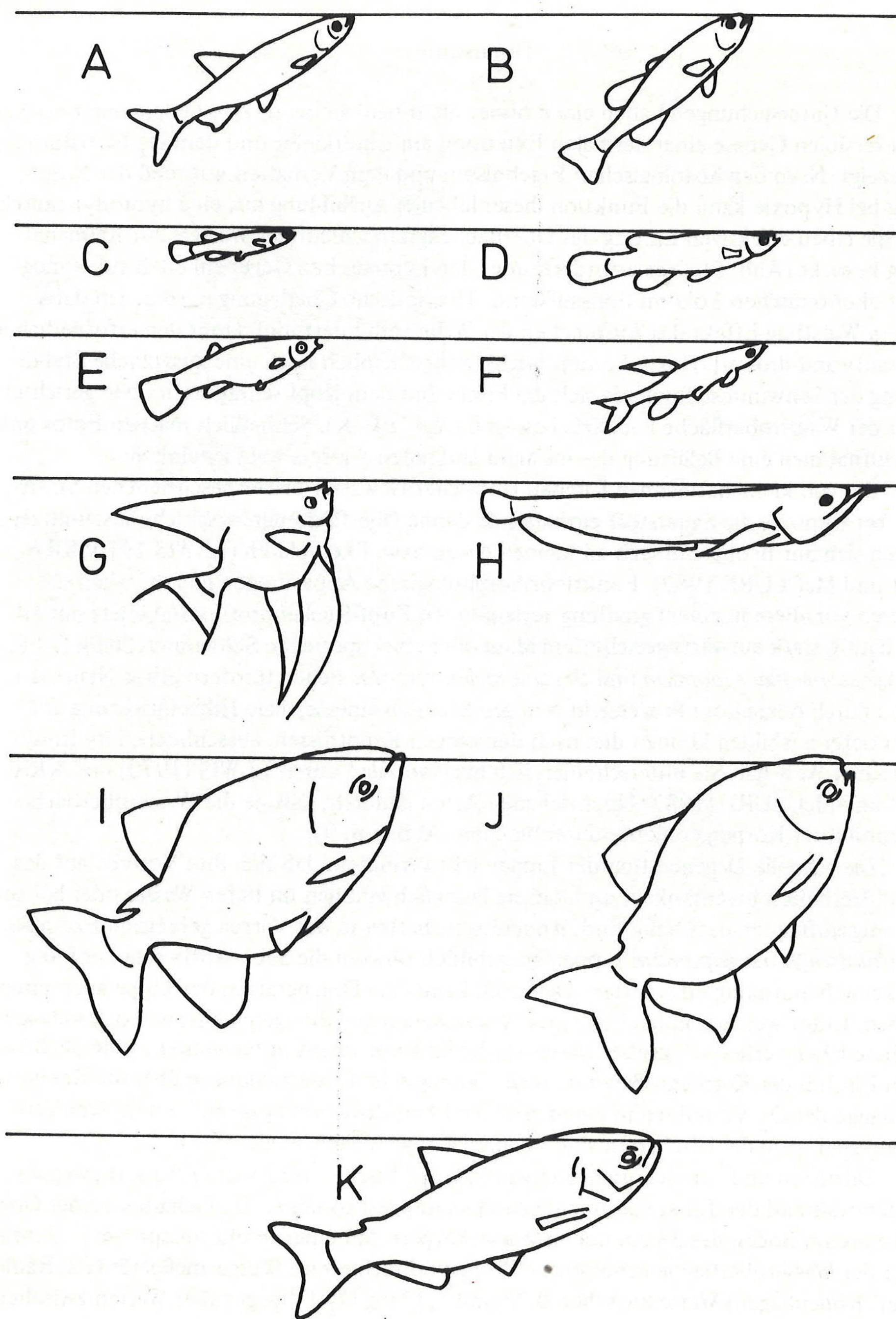


Abb. 9:
Schwimmstellung an der Wasseroberfläche von kiemenatmenden Fischen bei Hypoxie.
A: *Notemigonus*, B: *Micropterus*, C: *Gambusia*, D: *Fundulus* (nach LEWIS 1970);
E: *Poecilia* (nach KRAMER und MEHEGAN 1981); F: *Copella*, G: *Pterophyllum*,
H: *Osteoglossum* (nach KRAMER und McCLURE 1982); I: *Colossoma macropomum*,
J: *Colossoma bidens*, K: *Brycon* (nach BRAUM und JUNK 1982).

fläche, wie ein einzelner Absperrversuch gezeigt hat. Unbekannt ist, welche Möglichkeiten bei der Anwesenheit von Schwimmpflanzen für das "Aiu"-Verhalten bestehen.

Wie schon eingangs erwähnt, sind die meisten in tropischen Biotopen mit zeitweise extrem niedrigen Sauerstoffwerten anzutreffenden Fische Kiemenatmer. Nur wenige sind fakultative oder obligatorische Luftatmer. (CARTER und BEADLE 1931; KRAMER und GRAHAM 1976). Inwieweit neben den beschriebenen Verhaltensweisen und funktionsmorphologischen Anpassungen auch stoffwechselphysiologische Umstellungen stattfinden, ist noch nicht näher untersucht. Während beim Übergang von der unabhängigen zur abhängigen Atmung Forellen (HOLETON und RANDALL 1967; RANDALL 1970) und Karpfen (GARLEY 1967) durch steigende lokomotorische Aktivität den hypoxischen Bedingungen zu entkommen versuchen, verhält sich *Colossoma macropomum* im Respirometer Experiment auffallend ruhig (SAINT-PAUL 1982). Wie RANDALL (1970) beobachtete können Fische auch O_2-Reserven des venösen Blutes abbauen. Diese Fragen sollen an der Gattung *Colossoma* und anderen typischen Arten aus Seen des Überschwemmungsgebietes weiter untersucht werden.

Eine vergleichbare, durch Hypoxie auslösbare, reversible Bildung von Lippen ist auch für *Colossoma bidens* experimentell gesichert und wird zur Zeit näher untersucht. Damit ist das Phänomen, zusammen mit den bei Jungfischen der Gattung *Triportheus* beobachteten Lippen (BRAUM und JUNK 1982), für bisher vier Arten der Familien Serrasalmidae und Characidae belegt.

Zusammenfassung

1. *Colossoma macropomum* (Serrasalmidae) und *Brycon* cf. *melanopterum* (Characidae) sind beliebte Speisefische Amazoniens. Die bei Hochwasser geringen Fischereierträge haben Untersuchungen über eine Aquakultur geeigneter Arten veranlaßt. Die beiden Arten wurden dazu näher auf ihre Biologie hin untersucht.

2. Ganz wie in dem natürlichen Verbreitungsgebiet, der Várzea, trat auch in den Versuchsteichen häufig Sauerstoffmangel mit Werten um 0,5 mg O_2 l^{-1} auf. Akzessorische Atmungsorgane zur Luftatmung fehlen jedoch beiden Arten.

3. Exemplare aus hypoxischen Milieu fielen durch dermale Extensionen des labialen Unterkieferrandes auf.

4. Die Genese dieser "Lippen" ließ sich experimentell induzieren wenn der O_2-Gehalt Werte von 0,5 mg O_2 l^{-1} erreicht. Sie bilden sich in gut belüftetem Wasser in wenigen Stunden zurück. Nach den noch vorläufigen Experimenten, die nur für Tiere von 16 - 20 cm Länge gelten, lassen sich zwei Typen der Genese und Degeneration unterscheiden, Typ A (*Brycon*): Die Lippe ist bereits zu Beginn des "Aiu"-Verhaltens entwickelt und bildet sich langsam zurück. Typ B (*Colossoma*): Die Lippe entwickelt sich während des "Aiu"-Verhaltens und bildet sich schnell zurück.

5. Histologische Analysen zeigen, daß ödematöse Vorgänge im Stratum spongiosum der Hypodermis die schnellen Veränderungen bewirken. Das Gewebe besitzt keine nennenswerten Kapillaranhäufungen die eine respiratorische Funktion wahrscheinlich machten.

6. Aus dem Verhalten der Fische, bei Hypoxie an der Wasseroberfläche zu schwimmen und dem Auftreten der Lippenextensionen am Unterkiefer, wird geschlossen, daß dabei die im Kontakt mit der Luft befindliche Oberflächengrenzschicht über die Kiemen veratmet wird. Hierbei kommt der vergrößerten Lippe am Unterkiefer höchstwahrscheinlich eine hydrodynamische Funktion zu, die den Eintrag der sauerstoffreicheren Grenzschicht in die Mundhöhle verbessert und wahrscheinlich dazu stabilisierend beim Schwimmen wirkt.

Resumo

1. *Colossoma macropomum* (Serrasalmidae) e *Brycon* cf. *melanopterum* (Characidae) são peixes comestíveis populares na Amazônia. A diminuição da produção de pescado na época da cheia foi o motivo para investigar-se a aptidão de certas espécies para a piscicultura. Por isso, foi estudada a biologia das duas espécies.

2. Nos viveiros experimentais constatou-se frequentemente um baixo teor de oxigênio com valores próximo a 0,5 mg O_2 l^{-1}, comparáveis ao biótopo dessas espécies, chamado várzea. Porém, essas espécies na têm orgões accessórios para a respiração aérea.

3. Foi observado que os exemplares do biótopo hipóxico mostraram extensões dermais na margem labial da maxila inferior.

4. Foi possível a indução da génese destes "labios" no experimento com um teor de oxigênio de 0,5 mg l^{-1}. Dentro de poucas horas o lábio engrossado volta ao seu estado normal, se a água for bem oxigenada. Depois dos experimentos provisórios que foram realizados exclusivamente com animais de 16 a 20 cm de comprimento, pode-se distinguir dois tipos de génese e de degeneração: Tipo A (*Brycon*): O lábio já é desenvolvido no início do "comportamento aiu" e volta devagar a seu estado normal. Tipo B (*Colossoma*): O lábio desenvolve-se durante o "comportamento aiu" e volta rapidamente a seu estado normal.

5. Análises histológicas mostram que processos edemáticos no "stratum spongiosum" da hipoderme, estão causando as alterações rápidas. O tecido não possui accumulações capilares consideráveis que possam ter uma função respiratória.

6. Conclui-se que do comportamento dos peixes, isso é: de nadar na superfície da água durante a hipoxia, e do desenvolvimento das extensões labiais da maxila inferior a camada superficial da água que está em contato com o ar, é respirada pelas guelras. O lábio engrossado da maxila inferior tem provavelmente uma função hidrodinâmica, que melhora a entrada da camada superficial da água rica em oxigênio na cavidade bucal, e que provavelmente tem também um efeito estabilizante para a natação.

Summary

1. *Colossoma macropomum* (Serrasalmidae) and *Brycon melanopterum* (Characidae) are favorite food fish in Amazonia. Because the fish catch is very poor when the water level in the Amazon is high, investigations have been undertaken to find species suitable for aquaculture. Since these two species are promising candidates, the biology of each was studied.

2. Low concentrations of oxygen - about 0.5 mg . l^{-1} - are encoutered in their natural habitat, the Várzea, and were frequently recorded in the experimental culture ponds. Both species lack accessory respiratory organs for breathing air.

3. Specimens taken from hypoxic environments were noted to have dermal extensions at the tip of the lower jaw.

4. The formation of these "lips" can be induced experimentally by reducing the oxygen concentration to 0.5 mg . l^{-1}. When the fishes are placed in well-aerated water, these lip extensions are reduced to their former size within a few hours. The experiments on fishes from 16 to 20 cm long, which are still considered preliminary, indicate that there are two distinct patterns of formation and degeneration. The first, Type A, is observed in *Brycon*; the lip is already developed at the start of the fish's "aiu behavior", and it is slow to reduce itself to its normal size. Type B, observed in *Colossoma*, involves the expansion of the lip during the "aiu behavior" and its rapid reduction to normal thereafter.

5. Histological analyses have shown that edema in the stratum spongiosum of the hypodermis is responsible for the rapid changes. The tissues possess no noticeable concentrations of capillaries that might indicate a respiratory function.

6. Hypoxia induces the fish to swim at the surface as the lip extensions on the lower jaw develop. From this behaviour pattern it can be concluded that respiration is facilitated by guiding the surface layer of water, that is in contact with the air, across the gills. It is therefore highly likely that the enlarged lips on the lower jaw serve a hydrodynamic function that improves the intake of the oxygen-rich surface layer into the mouth cavity, and they also probably stabilize the swimming movements.

Danksagung

Die Untersuchungen wurden durch den Bundesminister für Forschung und Technologie, Internationales Büro der KFA Jülich und den Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Brasilien unterstützt.

Geräte für die elektrische Sauerstoffmessung und Registrierung stellte dankenswerterweise die Alexander von Humboldt-Stiftung zur Verfügung. – Ein besonderer Dank gilt meiner Frau, die wesentlich zum Gelingen der praktischen Feld- und Laborarbeiten beigetragen hat.

Literatur

BRAUM, E. und W. J. JUNK (1982): Morphological Adaptation of two Amazonian Characoids (Pisces) for surviving in oxygen dificient waters.- Int. Revue ges. Hydrobiol. 67: 869 - 886.

CARTER, G. S. und C. BEADLE (1931): The fauna of the swamps of the Paraguayan chaco in relation to its environment. II. Respiratory adaptations in the fishes.- J. Linn. Soc. London Zool. 37: 327 - 368.

GARLEY, W. F. (1967): Gas exchange, cardial output and blood pressure in free swimming carp (*Cyprinus carpio*).- Ph. D. Dissertation, University of New York, Buffalo, New York.

GERY, J. (1977): Characoids of the world.- T. F. H. Publication, Inc. 211, West Sylvania Avenue, P. O. Box 27, 672 pp.

GOULDING, M. (1979): Ecologia da pesca do rio Madeira.- Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, 172 pp.

HOLETON, G. F. und D. J. RANDALL (1967): Changes in blood pressure in the rainbow trout during hypoxia.- J. Exptl. Biol. 46: 297 - 305.

JUNK, W. J. (1973): Investigations on the ecology and production. Biology of the "floating meadows" (Paspalo - Echinochloetum) on the middle Amazon. Part II: The aquatic fauna in the root-zone of floating vegetation.- Amazoniana 4: 9 - 102.

JUNK, W. J., SOARES, M. C. M. und F. M. CARVALHO (1983): Artenmäßige Verteilung der Fischfauna im Lago Camelao, einem See im Überschwemmungsgebiet des Amazonas bei Manaus, unter besonderer Berücksichtigung des Sauerstoffgehaltes.- Amazonia (im Druck).

KNÖPPEL, H.-A. (1970): Food of central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient ecology of Amazonian rain-forest-streams.- Amazoniana 2: 257 - 352.

KRAMER, D. L. und J. B. GRAHAM (1976): Synchronous air breathing a social component of respiration in fishes.- Copeia: 689 - 697.

KRAMER, D. L. und M. McCLURE (1982): Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes.- Env. Biol. Fish. 7 (1): 47 - 55.

KRAMER, D. L. und P. MEHEGAN (1981): Aquatic surface respiration, an adaptive response to hypoxia in the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae).- Env. Biol. Fish. 6: 299 - 313.

LEWIS, W. M. (1970): Morphological adaptations of Cyprinodontoids for inhabiting oxygen deficient water.- Copeia: 319 - 326.

PETRERE, M., Jr. (1978): Pesca e esforço de pesca no Estado do Amazonas. II. Locais, aparelhos de captura e estatísticas de desembarque.- Acta Amazonica 8 (3) Supl. 2: 54 pp.

RANDALL, D. J. (1970): Gas exchange in fish.- In: W. S. Hoar and D. J. Randall (Ed.) Fish Physiology Vol. IV, 253 - 295, Academic Press.

SAINT-PAUL, U. (1983): Die Atmung von *Colossoma macropomum* unter hypoxischen Bedingungen.- Amazoniana (im Druck).

SAINT-PAUL, U. und B. BAYLEY (1979): A situação da pesca na Amazonia Central.- Acta Amazonica 9: 109 - 114.
SAINT-PAUL, U. und U. WERDER (1977): Aspectos generales sobre piscicultura en Amazonas y resultados preliminares de experimentos des alimentacion de *Brycon melanopterum* con raciones peletizadas con diferentes composiciones. I. Symposio de la Asociation Latinoamericana de Acuicultura, Venezuela, 22 pp.
SCHMIDT, G. W. (1973): Primary production of phytoplankton in three types of Amazonian waters. II. The limnology of a tropical flood-plain lake in Central Amazonia (Lago do Castanho).- Amazoniana 4: 139 - 203.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. Erich Braum
Institut für Hydrobiologie
und Fischereiwissenschaft
der Universität Hamburg
Olbersweg 24
D - 2000 Hamburg 50
BR Deutschland

Zum Druck angenommen im Dezember 1982

AMAZONIANA	VII	4	375 – 395	Kiel, Januar 1983

Über die Atmungsorgane einiger luftatmender Amazonasfische

von

Emmi Dorn

Institut für Zoologie der Universität Mainz*

Zu den charakteristischen Erscheinungen des Amazonasgebietes gehören die starken Schwankungen des Wasserstandes, die seine Gewässer im Lauf des Jahres erfahren, und mit denen eng Schwankungen der Temperatur und des Sauerstoffgehaltes zusammenhängen, die besonders die stehenden Gewässer – die Lagunen und Überschwemmungsseen – betreffen.

Zur Trockenzeit bei niedrigem Wasserstand kann bei hoher Temperatur der O_2-Gehalt des Wassers sehr stark zurückgehen oder gar gänzlich verschwinden (KRAMER et al. 1978; SANTOS 1973).

Solche Zustände der starken O_2-Verarmung, bzw. des totalen O_2-Schwundes im stagnierenden Wasser der Lagunen und Varzea-Seen sind für Fische, die mit Kiemen atmen, lebensbedrohend. Die Fische kommen in Atemnot an die Wasseroberfläche, um die dünne, O_2-gesättigte, Wasserschicht der Oberfläche auszunutzen. Sogar am Grunde lebende Rochen der Gattung *Potamotrygon* schwimmen nach oben – eine außerordentliche Verhaltensänderung – und ziehen den O_2-reichen Oberflächenfilm des Wassers durch ihre Spiracula. Dieses auffallende Verhalten der Fische ist bei den amazonischen Fischern seit langem bekannt und hat bei ihnen einen eigenen Namen bekommen: "Aiú" (SANTOS 1973).

Die Fische schwimmen zu Zehntausenden an der Wasseroberfläche der Lagunen in Richtung auf den freien Strom mit den besseren Sauerstoffbedingungen. Gelingt es ihnen nicht, das fließende Wasser zu erreichen, so müssen sie unweigerlich ersticken.

* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und das I.N.P.A., Manaus, Brasilien.